Acta Arachnologica, 59(2): 93–102, December 31, 2010

【総説】

垂直円網と非対称性

中　田　兼　介

東京経済大学　185–8502 東京都国分寺市南町 1–7–34
E-mail: ken@tku.ac.jp

はじめに：2 つの非対称性

「円」とは，数学的に言えば「平面上の一点 O から一定距離 r>0 にある点全体のなす図形」の事を言い（『岩波数学入門辞典』より），点 O が中心，r が半径である（図 1a）．もし，この定義を生真面目に当てはめるのなら，クモの垂直円網を「円」網と呼ぶのは少し都合が悪い事になってしまう．こしきを網の中心と考え，網の外形を形作る最外郭の横糸との距離を半径とするなら，この半径はこしきからみた方向によって違ってくることが一般的だからである．つまり円網の形は辞書的・数学的に言うところの「円」ではないのだ．

そして，ここには秩序・パターンといってよいものが二つ存在する．その一つが，網の上下で半径が異なることである．このためにこしきを通る水平線で網を二つに切断すると，上半分と下半分は非対称になる（Heiling & Herberstein 1998, Risch 1977, Witt & Reed 1965）（図 1b）．これは，円網の上下非対称性，または，こしきの非対称性と呼ばれる．そしてもう一つ，円網の外形にも非対称性が見られる．「円」は中心の周りで回転させてもその外形が変わらない点対称な図形だが，円網の場合はこしきを中心に回転させた場合はもちろん，幾何学的中心の周りに回転させても形が変わってしまう．これは水平方向と垂直方向の平均半径が異なるためで，垂直方向と水平方向の間で外形の非対称性をうみだす（図 1c）．上下非対称性は下半分が上半分より大きい事が一般的で，外形の非対称性は水平方向よりも垂直方向の半径が大きい，すなわち縦に長い長円になっている事がほとんどである（このため本稿では，これを円網の長円性と呼ぶことにする）．現実の円網の形は，この二つの非対称性が重なり合ってできている（図 1 d）．このことはほとんどの垂直円網に見られ，このように多様な種で共通して見られる特徴がある場合，そこには何か理由があると考えてだいたいは間違うことはない．では，どうして円網は，数学的に最もシンプルで，古代ギリシアで最も完全に調和した図形とされていた「円」ではないのだろうか？本稿では，このことについて，筆者自身の研究も含め，最近の研究成果を紹介したいと思う．

円網の上下非対称性

クモがこしきで餌を待っている時は，同時に狩りバチなど飛翔性捕食者の餌にされてしまう可能性がある危険な時間でもある．そのためクモは，何か異常を察知するとすぐにこしきから安全な場所へ逃避する．その一つの方法は，上方に走り，葉の裏のような見つかりにくい場所に移動する事である．上下非対称性は，危機が迫った時の上方への逃避行動を迅速に行なうよう，こしきの位置を上方に偏らせているために生じているという説があり，逃避仮説と呼ばれる．しかし，全ての種のクモが危機を察知した時に上方に逃避するわけではない．下方に飛び降りて逃げる種も多く，逃避仮説には，このようなクモの網の上下非対称性を説明できないという欠点がある．

そうではなく，上下非対称性は，造網にかかるコストが円網の下半分と比べて上半分で大きく，このコストを減らすよう上半分の大きさを小さくするために生じているという説もあり（Herberstein & Heiling 1999），造網コスト仮説と呼ばれる．クモは横糸を張るとき，網の下半分では体を横にするか頭を上に向けているのに対して，上半分では逆立ち状態になり重たい腹部を頭より高く掲げる．このため姿勢を保持するためのエネルギーコストの違いが生じ，また造網に必要な時間コストも大きくなると Herberstein & Heiling（1999）は考えた．この造網コスト仮説が正しければ，重たい腹部を持つクモほど網の上下非対称性は大きくなるだろう．そこで彼女らは，*Argiope keyserlingi* とキタノオニグモ *Larinioides sclopetarius* を使い，それぞれのクモを二つのグループに分けて餌量を変えて飼育し，体重の重いグループと軽いグループを作った．また，これとは別にキタノオニグモでは腹部にクモの体重の半分に相当する鉛の重りを取り付けた．すると予想どおり，二つの実験のいずれでも，体が重たくなったクモはより非対称性の強い（つまり下半分が相対的により大きい）網を張ったのである．しかし，Coslovsky & Zschokke（2009）はニワオニグモ *Araneus diadematus* を使って，重り実験を追試したところ，結果を再現する事ができなかった．また彼らは造網行動をビデオ撮影して細かく解析し，その運動の様子から横糸を張るために必要なエネルギーコストと時間コストを推定した．その結果，確かにエネルギーコストは上半分で大きかったものの，時間コスト（単位長さの横糸を張るためにかかる時間で表される）は下半分の方が大きかった．さらに，個々の網で見ると，上下非対称性はエネルギーコストの上下差よりも時間コストと強く相関していた．この結果は造網コストと上下非対称性の関係に疑問を投げかけるものである．
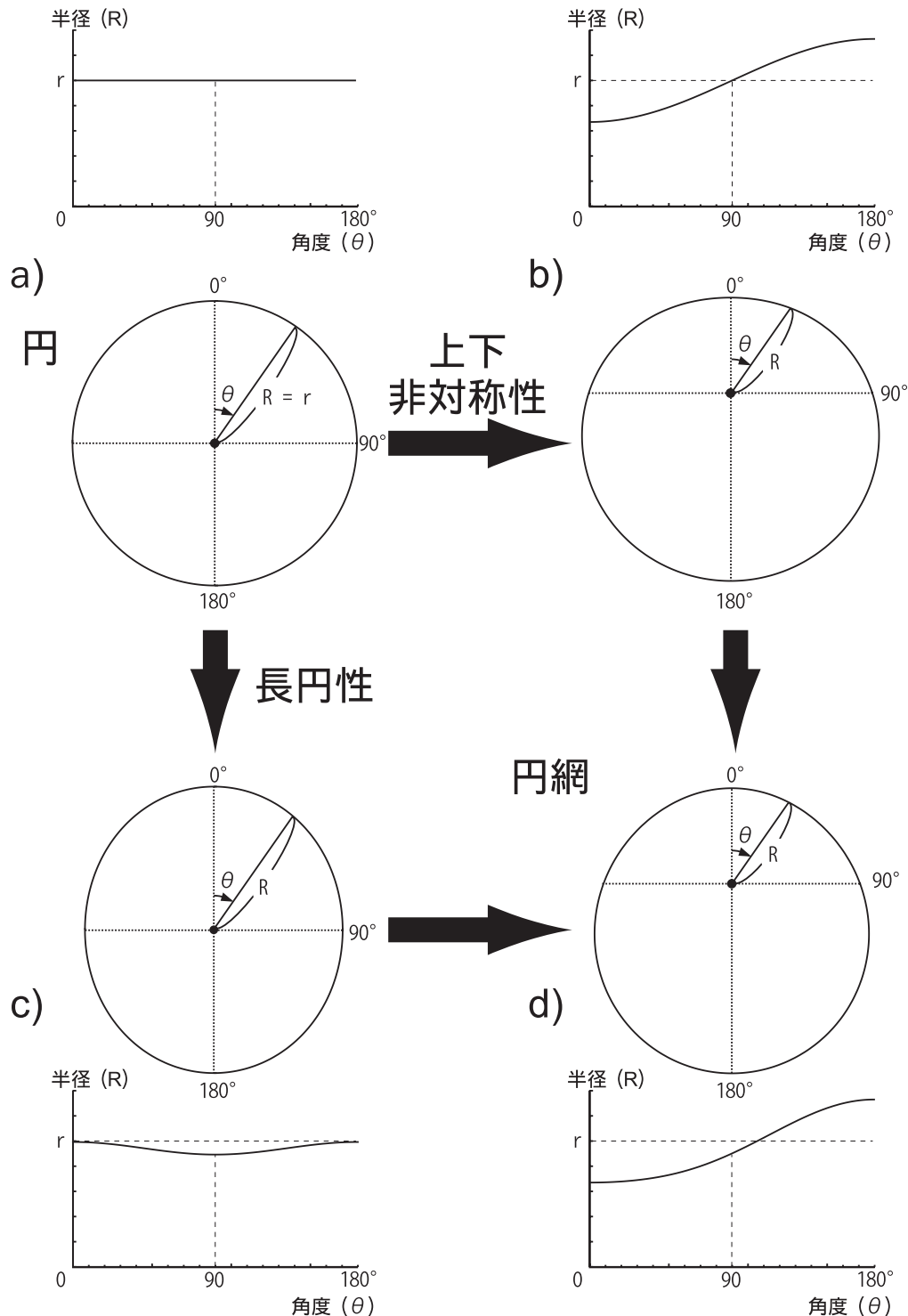
図 1 垂直円網に見られる 2 つの非対称性の模式図．各図形の外形は，a）R（半径）＝r，b）R＝r（1－0.3×cosθ），c）R＝r（1－0.1×sin$^2\theta$），d）R＝r（1－0.3×cosθ－0.1×sin$^2\theta$）となるよう描いており（θ は角度），半径と角度（0°≦θ≦180°）の関係を直交座標系で表したグラフを添えた．

重力の影響

このように造網コスト仮説については，再検討の余地があると考えられる．それでもなお上下非対称性にクモの体重が影響することを実験的に明らかにしたことは重要である．なぜならこれは重力の影響を示唆していると考えられるからだ．重力の影響を示す証拠は他にもある．一つは，一般に水平円網では垂直円網より対称性が強いことである（Heiling & Herberstein 2000）．また，70 年代に NASA によって行われたスカイラブ計画において，無重力下における造

網行動の観察が行われた事は有名だが，この時の垂直円網は対称性の強いものであった（Witt et al. 1976）．また，ニワオニグモを回転する枠の中に入れて横糸を張らせると，網の形が変わる事も，重力の方向が造網の際の重要な手がかりとなる事を示している（Vollrath 1986）．

造網コスト仮説は，重力から受けるコストをいかにして小さくするかという点に着目した仮説だと言える．一方，円網の機能，すなわち餌捕獲を重力の影響下でいかにして大きくするかという点に着目した仮説もあり，最適採餌仮説と呼ばれる（ap Rhisiart & Vollrath 1994, Masters & Moffat 1983, Zschokke & Nakata 2010）．この仮説の前提は，円網が衝突した餌を長時間捉えつづけることは不可能であり，クモが捕食に成功するためには，餌が網から逃げ出す前に，餌のかかった場所まで移動する必要がある，ということだ．餌が網に衝突してからクモが捕獲に成功するまでにかかる時間は，こしきからの距離によって変わるので，こしきに近い場所ほど餌場所としての価値が高く，こしきから離れるにつれ価値が減ると考えられる．そして，価値がある程度以下しかない場所はもはや網を張るのに値しなくなる．網を張るのには糸，運動のためのエネルギー，時間というコストを投じなくてはならず，餌捕獲があまり期待できない価値の低い場所へ投資をしても，餌という収益からコストを回収できなくなるからだ．この理屈の上では，これ以上こしきから遠い場所では赤字になる，という地点を線で結ぶと，それが網の外形と一致するはずである．これは，クモが網の最外部に衝突した餌を捕獲するまでにかかる時間はどの方向でも同じになることを意味する．

餌捕獲にかかる時間に重要な影響を与えるのが重力だと考えられる．重力はクモが下方向に走るのを助けるので，下方向へのクモの移動速度が上方向よりも速くなるからだ（ap Rhisiart & Vollrath 1994, Masters & Moffat 1983）．これは，上方向よりも下方向へは一定の時間でこしきからより遠くまで移動できることを意味している．また，頭部の向きも餌捕獲に要する時間に影響する．体の後方に餌がかかった場合，クモはまず餌の方向に体の向きを変えなければならないため，体の前方にかかった時と比べて余分な時間がかかる．また，こしきから餌の場所に向かって移動を開始するまでに，餌を定位する必要があるが，後方にかかった餌を定位するにはより長い時間がかかるということも考えられる（Klärner & Barth 1982）．このように回転と定位の間は，クモにとっては移動することができない時間として失われる．ここで，下方向への移動に使える時間を失うのと，上方向の移動に使える時間を失うのとで，どちらがクモにとって都合が悪いかと考えると，それは前者になる．というのは，下方向への移動の方が同じ時間でより遠くに到達できるので，同じ時間を失った場合，より長い移動距離を失う事になるからである．すなわち，下を向いて網にとまれば，採算の取れる網面積を大きくする事ができ，餌捕獲量が増えるのである．バーゼル大学の Samuel Zschokke と筆者は，この問題を数理モデルを用いて解析的に解き，重力がクモの移動速度のみに影響するという条件の元では，頭を下に向けている方が上に向けているよりも餌捕獲に関して常に有利であることを証明した（Zschokke & Nakata 2010）．そして実際に，ほとんど全てのクモが頭を下に向けて網にとまるのである（Foelix 1996）．網の非対称性に関して言うと，クモが下を向くがゆえに，餌捕獲に要する時間は移動速度のみを考慮したときよりも上方向で更に長くかかり，そのために最適な非対称性は，頭の向きを考慮しなかった時と比べて，網の下半分の相対サイズが，より大きなものとなる．

餌捕獲に要する時間に影響するもう一つの要因が，餌の転げ落ちである．先にも書いたように，網は餌を長時間保持し続ける事はできない．餌が網から逃れようともがいた時，すぐに脱出に成功する場合もあるが，網との接触を保ったまま下方に転げ落ちていく場合もある（Eberhard 1986a, Zschokke et al. 2006）．これは，わずかな距離でとどまる事もあるし，勢いがついて長い距離を落ちていく事もある．このような餌の転げ落ちが，餌捕獲時間に与える効果は，餌が網のどの場所に衝突したかによって変わるだろう．網の上方に衝突した場合，転げ落ちは餌とクモとの距離を縮める事になるので捕獲時間を短くするが，下半分に衝突した場合，餌はクモから遠ざかる事になるので捕獲時間が長くなると考えられる．このため，転げ落ちがあると，その頻度と平均落下距離によっては，クモ自身は下方向に速く移動できるにも関わらず餌捕獲速度はむしろ上方向で大きくなるという状況が起りうるのである．Zschokke & Nakata（2010）は，この場合，上半分が下半分よりも大きい，通常とは逆さまの上下非対称性を示す網を持つ方が，餌をより多く捕まえられる事を，シミュレーションを用いて示した．また，クモの頭の向きも必ずしも下向きが最適であるとは限らず，上向きが良い場合もある事が示されている．

しかしながら，これはあくまでシミュレーションを用いた結果に過ぎず，この理論が現実のクモに当てはまるかどうかを検証する必要がある．理論からは，クモの移動速度，網上で体の向きを変えるのに必要な時間，餌の転げ落ち頻度と転げ落ちている餌が再び停止する確率がわかれば最適な上下非対称性が予測できる．これを現実の網の非対称性と比べれば強力な検証になるだろう．しかしながら，餌の転げ落ちに関するパラメーターを測定するのは大仕事で，定量的な検証はハードルが高い．そこで，Nakata & Zschokke（2010）は，定量的な検証の代わりに，定性的な予測を検討する事にした．その予測とは，(1) 餌の転げ落ちがある場合，上下方向の移動速度が小さいと，上を向いて網にとまった方が餌を捕まえやすくなる場合がある，

（2）上を向いて網にとまるクモは，下を向いて網にとまるクモよりも，上半分の比率が大きい網を張る，である．この予測を検証するためにうってつけの材料が，ゴミグモ属のクモである．なぜなら，ゴミグモ属にはギンメッキゴミグモ *Cyclosa argenteoalba*，ギンナガゴミグモ *C. ginnaga* のように上を向いて網にとまる種もいれば，シマゴミグモ *C. omonaga*，ミナミノシマゴミグモ *C. confusa* のように上を向いたり下を向いたり横を向いたりと頭の方向が一定でない種もいる．またゴミグモ *C. octotuberculata* のように他のクモと同じように頭を下に向けて網にとまる種もいるというように，網にとまっている時の頭の向きに種間・種内変異が見られるからである（Tanikawa 1992，吉倉 1987，中平 1961）．

逆さまのクモの逆さまの網

と言う事で，まずは（2）の予測を確かめるため，筆者は定規を持って野外に出かけ，ゴミグモ，ギンメッキゴミグモ，ギンナガゴミグモ，ミナミノシマゴミグモの網を見つけてはその半径を上下で測定する事を繰り返した．その結果，ゴミグモは下半分が大きい通常の非対称性を持つ網を張り，ギンメッキゴミグモ，ギンナガゴミグモの網は上半分が大きかった（図 2）．ミナミノシマゴミグモでは，頭の向きによって非対称性が変わり，上を向いている個体の網は上半分が大きく，下を向いている場合は下半分が大きく，横を向いている場合，どちらか片方が大きい傾向は見られない（すなわち対称な網）という結果を得た．つまり，これら 4 種では頭の向きと網の上下非対称性に見事な対応関係があったのである（図 3）．このような逆さまの非対称性を持った網の存在は，造網コスト仮説では説明できない．ちなみに横を向いたミナミノシマゴミグモでは頭の向きの左右と網の右側と左側の大きさに関係は見られなかったのだが，網の形が重力の影響を受けて決まっているという最適採餌仮設からすれば，この結果は当然と言えるだろう．

次に（1）の予測の検証だが，その前に，ゴミグモ属のクモを用いた検証にあわせて，（1）の予測を言い換えておこう．筆者は，ゴミグモ属のクモの捕食行動を調べている際に，餌が転げ落ちるところをしばしば観察している．そして，（1）の予測が正しいならば，上を向いて網にとまるという性質は，上下方向の移動速度が小さい場合に進化すると考えられる．このことから，ゴミグモ属においては，「上を向いて網にとまるクモは下を向いて網にとまるクモ
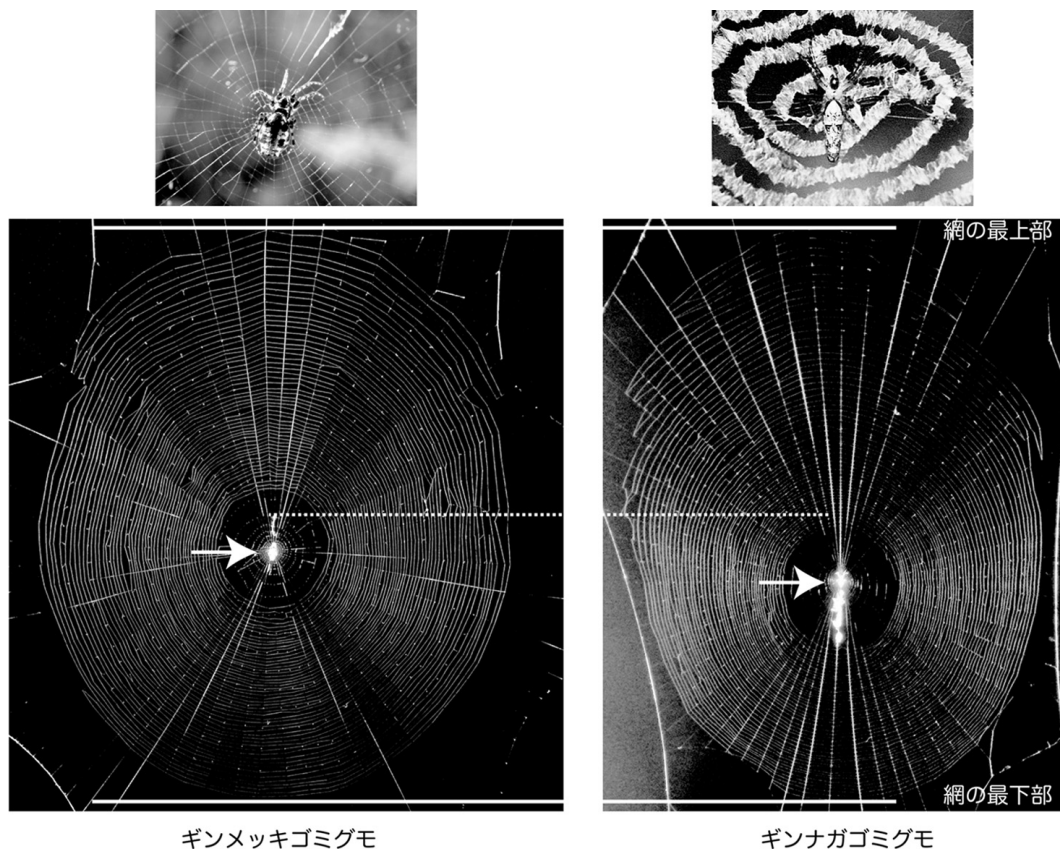
図 2 ギンメッキゴミグモ，ギンナガゴミグモとその網（中田 2010 より転載）．二つの網が同じ高さになるよう写真のサイズを調整している．矢印はこしきの位置，点線は網の幾何学的中心の高さを示す．いずれのクモもこしきは網の幾何学的中心より低い場所に位置している．つまり網の半径は上方向の方が下方向よりも大きい．
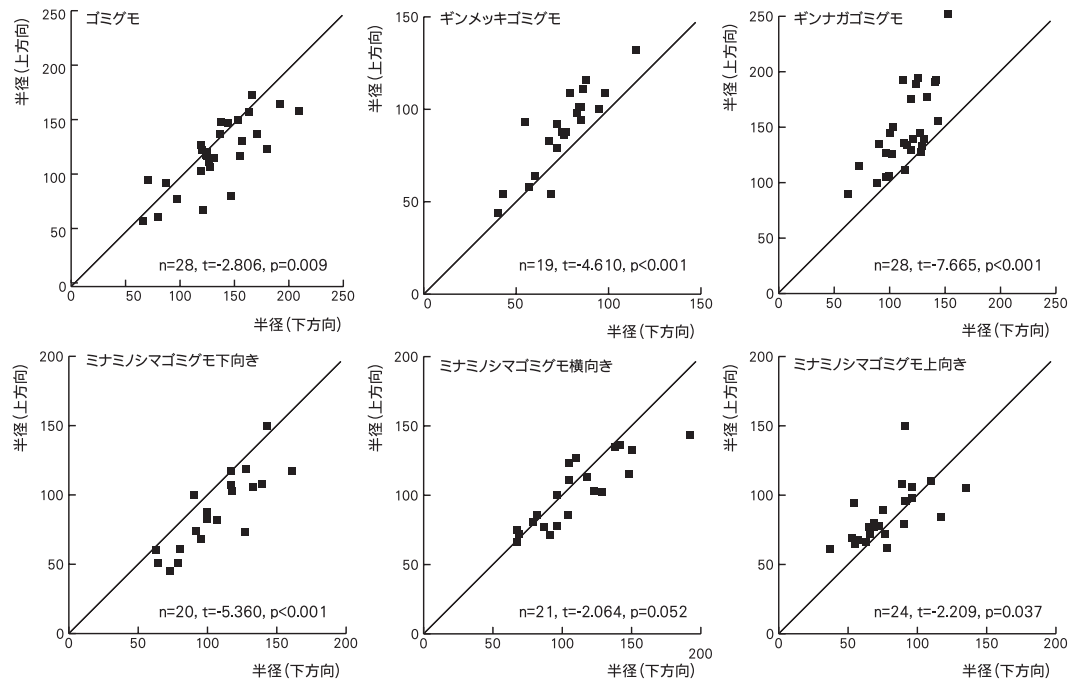
図 3　ゴミグモ属の網の上下非対称性．Nakata & Zschokke（2010）のデータを元に再描画した．グラフの横軸は網の下方向の半径，縦軸は上方向の半径で，各点は個々の網である．対角線は両半径が等しい事を表し，これより左上に位置する点は上半分が大きい網を，右下に位置する点は下半分が大きい網を表す．両半径の差をその合計で割った値が，0（対称な網の場合の数値）と異なっているかどうかを t 検定で検討した結果も示している．

より上下方向の移動速度が小さい」との予測が成り立つ．

この予測を検証するため，それぞれのクモを採集し実験室に持ち帰った．室内では透明なアクリル板で作った 45 cm 正方の枠を用意し，同じアクリル製の薄い板を間仕切りにして並べ（図 4），クモを 1 匹ずつ枠の中に入れた．枠の内側にはクモが歩きやすいように紙を帯状に切って貼り付け足場にした．そうするとクモは枠の中で網を張るので，間仕切りを外して枠ごと網を黒い背景を持った撮影用ステージ（図 5）の前に運び，ビデオカメラで上方向と下方向での餌捕獲の様子を撮影した（中田 2005）．餌には，ゴミグモの場合はヒラタアブ，ゴミグモより一回り小さな他のクモ達にはショウジョウバエを使った．撮影の際は，餌を冷蔵庫に入れて動きを鈍くしてから翅をピンセットでつまみ常温で動きが戻るのを待ってから，こしきからみた垂直上または下方向にそっと置いた．同じ個体につき同じ日に，上方向に餌をかけた場合と下方向に餌をかけた場合の 2 回ビデオ撮影を行ったが，餌をかける順番はランダムにして，最初の餌を捕まえた後は，その餌を食べ終るまで十分な時間を置いて 2 回目の撮影を行なった．こうして得られた動画から移動速度を割り出すのだが，ここで一つ問題が生じた．クモが移動の途中でしばしば立ち止まり，縦糸を引っ張って餌を確認した後，再び移動することを繰り返したために，単純に餌までの距離を移動にかかった時間で割れば速度が出るというものではなかったのだ（図 6）．これは，実験では餌を人の手でそっと網にかけたために，本来なら餌衝突の際に網が大きく揺れることからクモが得られる情報が存在しなかったと考えられる．このため室内の餌捕獲で見られた縦糸引っ張り行動は，本来よりも頻度が多くなっている可能性があると考えられ，縦糸引っ張り行動にかかる時間を計算から除く事にした（餌を網に投げ入れる方法は，衝突速度が制御できないと考えて実行しなかった）．そのために，クモがこしきを出発してから最初に餌に触れるまでの動画の全てのコマにおいて，クモの頭の位置を測定し，コマ間の移動距離が一定値を越えた場合のみを移動しているとみなして，そのコマ数を数え，秒数に直した．これは大変に手間のかかる作業だったが，その甲斐あって，予想通りギンメッキゴミグモ，ギンナガゴミグモではゴミグモと比べて移動速度の上下差が小さかった．また上向きのミナミノシマゴミグモと下向きのミナミノシマゴミグモを比較した場合も結果は同様だった（図 7）．このように，最適採餌仮説から導かれる（1）と（2）の予測はいずれも支持されたのである．

クモの成長に伴う上下非対称性の変化

最適採餌仮説は，上下非対称性に関して多くのクモで見られるもう一つの重要なパターンである，成長に伴う網の下半分の相対サイズの増加（Graf & Nentwig 2001, Heiling & Herberstein 1998, Hesselberg 2010, Japyassú & Ades 1998, Kuntner & Agnarsson 2009, Kuntner et al. 2008b, Kuntner et al. 2010, Witt & Baum 1960）もうまく説明できそうである

図 4 実験に使用した造網用の枠．45 cm 四方の透明なアクリル板製の枠を，やはり透明なアクリル製の仕切り板で挟み，その中にクモを入れた．
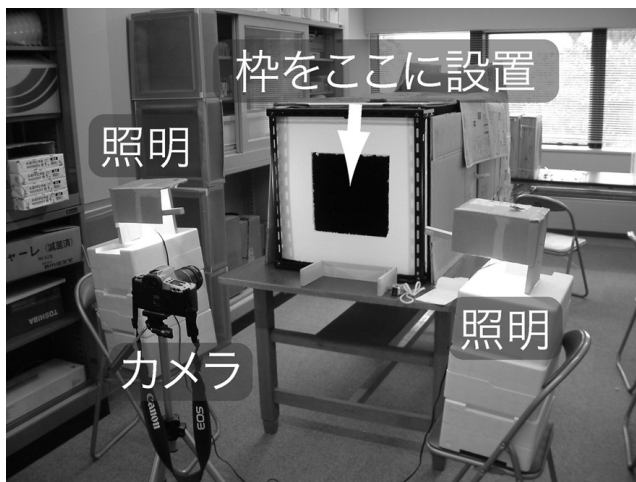
図 5 撮影用ステージ．黒い布で内張して一方向のみ開口している長さ 180 cm の箱を用いた．開口部の前に，内側でクモが造網した枠を設置し，光が網のみにあたり，箱の奥には届かないよう，両側から照明した（Zschokke & Herberstein 2005）．図でスチルカメラのある場所にビデオカメラを設置した．

（しかし *Epeirotypus* 属のクモ（Eberhard 1986b）と *Herrenia* 属のクモ（Kuntner et al. 2010）では，このような変化は見られないという報告もある）．つまり，クモが成長して重くなると，重力の影響がより強まり，移動速度の上下差が大きくなると考えられ，これが最適なこしきの高さをより上方に移動させる（すなわち下半分が相対的により大きくなる）ということである．しかし，これだけではすぐに最適採餌仮説が正しいという結論にはならない．なぜなら，このパターンを説明できる他の仮説があるからだ．その一つが“biogenetic law”仮説である．“biogenetic law”とは，若齢ないし未成熟な個体が一般的・祖先的な形質を示すのに対して，成熟した個体は特殊かつ派生的な形質を示すというものである（Nelson 1978）．これは主に成長に伴う形態形質の変化を説明する際に使われるが，アシナガバチの巣やクモの網といった動物の建築物の成長に伴う変化を説明する際にも使われている（Eberhard et al. 2008, Wenzel 1993）．円網の場合，対称な網は単純だから祖先的で，複雑な非対称性を示す網は派生的であるとすれば，“biogenetic law”にうまく当てはまる事になる（Hesselberg 2010）．また，クモの体サイズが造網行動を制約しているのかもしれない（サイズ制約仮説）．非対称な網を造るには，方向によって横糸間隔・本数を調整する必要があるなど，対称な網を造るより造網行動が複雑になるが，クモが小さいうちは体内に持つ神経細胞の数が少なく複雑な行動ができないかもしれないからだ．さて，通常のクモの場合，この三つの仮説，“最適採餌仮説”，“biogenetic law 仮説”，および“サイズ制約仮説”は，いずれもクモの成長に伴う非対称性の変化について，対称な網から下半分が大きい非対称な網へという，同じ予測をする．このため，これまではどの仮説がもっともらしいかを検証することができなかった．

しかしここで，またもや逆さまの非対称性を示す網を持つクモが重要になってくる．クモの体重につれて下方向の移動速度がより大きくなることは網の非対称性がどのようなものでも変わらない．このため，最適採餌仮説が正しければ，逆さまの網であっても，やはり成長に伴って下半分の相対サイズが増加していくと予測される．一方，“biogenetic law”仮説とサイズ制約仮説が正しければ，成長に伴って大きくなるのは非対称性そのものであるから，逆さまの非対称性を示す網を持つ種の場合，逆に上半分が大きくなっていくと予測される．つまり，逆さまの非対称性を示す網を持つクモを使えば，最適採餌仮説の当否を検証できるのである．筆者はたまたま，捕食者の存在が網形態に与える影響を調べるなかで（Nakata 2008），サガオニグモ *Eriophora sagana* では一部のクモが逆さまの網を張る事に気がついていた．幸い筆者は体重を測定し齢が推定されたサガオニグモが張った網の写真を多数撮っていたので，そのデータを使って成長と網の非対称性の変化との関係を簡単に調べる事ができた．その結果，平均すると，幼体・亜成体では上半分が大きな網が見られたのに対し，成体の網は対称であり，また亜成体・成体のいずれでもクモが重くなると網の下半分の相対サイズが増した（幼体はサンプルサイズが少なく未解析）（Nakata 2010）．つまり再び最適採餌仮説を支持する証拠が得られたのである．

“biogenetic law”仮説と矛盾する証拠は他のクモでも得られている．ジョロウグモ科では祖先的な種は垂直方向に

捕獲域が伸びたはしご網を張るのに対し，派生的なジョロウグモ属の張る網はこのような垂直方向の伸びが顕著ではないが（Kuntner et al. 2010），幼体もはしご網を張らないのである（Hesselberg 2010）．

ちなみに，サガオニグモは，頭の向きに関しては普通の，下向きに網にとまるクモである．このことは逆さまの網は頭を上に向けて網にとまる特殊なクモだけに見られるものではない事を意味している．実際，サガオニグモと同様に，頭を下に向けて網にとまる *Deliochus* 属でも逆さまの網が報告されている（Kuntner et al. 2008a）．このような種が存在する事は理論的に予測されており（Zschokke & Nakata 2010），上下非対称性の調査をより広範な種類に広げて行なえば，まだ知られていない事例が見つかる可能性がある．

長円性

さて，以上のように，円網の上下非対称性については，多くの研究がなされてきたが，円網の長円性についての研究は少ない．しかし，長円性も最適採餌仮説で説明できるかもしれない．Zschokke & Nakata（2010）の解析モデルは，重力による移動速度の上下差とクモの回転に伴う時間ペナルティのみを考慮していたが，Maciejewski（2010）はこのモデルを，本質的な部分を損なうことなく数学的にエレガントに改善した．Zschokke & Nakata（2010）では，簡便さのために上方向と下方向のみを考慮していたのに対し，Maciejewski（2010）は二次元的なモデルを用いており，Maciejewski（2010）の図 2 には，こしきが位置する平面上で，こしきから一定時間で到達できる距離にある点を結んだ曲線が描かれている．餌の転げ落ちがないと仮定すると，この曲線は網の外形と一致すると考えられる．そして，この曲線から長円性が見て取れるのである．また，餌の転げ落ちを考えると，長円性はさらに顕著になると考えられる．これは網の幅が最も広くなっているところの一番外側の部分に餌が衝突した時を想像するとわかりやすい．もしここで餌が転げ落ちるとわずかな距離でも網の外に出てしまい脱出に成功するだろう．このような事が起る場所はクモにとって餌場所としての価値が低く，横方向に網を広げない理由になると考えられる．実際，*Scoloderus* 属のはしご網は，網に衝突したガが鱗粉を剥がしながら転げ落ちてくるところをもっぱら捕食するために縦に長くなっていると考えられている（Eberhard 1975）．また，ゴミグモでは餌を待つ時に縦糸を中心方向に引っ張っており，その引っ張り行動が横方向で弱く，おそらくそれと関連して横方向に餌がかかっても，しばしばそれを見逃してしまう事が報告されている（Nakata 2010）．このこともクモが横方向の網面積を縮小する原因になっているのかもしれない．一方，一部のはしご網を張るクモの中には，最適採餌とは別の理由から長円性が生じている種もいる．*Teleoptera* 属のクモは木の表面に沿ってはしご網を造るのだが，これは細長い木の表面という造網場所の特性に合わせて，クモが可塑的に網の形を変えている結果なのである．実験的にこのクモに十分な横幅のある造網場所を与えて網を張らせると長円性が減少し，はしご網と言うより普通の円網に近い形状の網ができる（Harmer & Herberstein 2009）．*Teleoptera* 属のクモでは，成長に伴って長円性が増すのだが，これは大きくなったクモが網の捕獲域を大きくするために残された余地が横方向に残っておらず，垂直方向に網を延長するしかないことから生じているようである．

今後の課題

現状では，垂直円網の形態を考える上で，最適採餌仮説は最も重要な位置にあると言えるだろう．しかし，最適採餌仮説では説明できない事例がいくつか存在する．*Verrucosa arenata* はギンメッキゴミグモやギンナガゴミグモと同じように頭を上に向けて網にとまるクモだが（Levi 1976, Zschokke et al. 2006），このクモは下半分が大きな通常の非対称性を持つ網を張る．また先述した *Scoloderus* 属のはしご網は，はしご部が上方向に長く延びているが，クモは下を向いて網にとまる．この事自体はサガオニグモや *Deliochus* 属のクモでも見られるが，本種の場合はしご部の上方への延長は幼体と比べて成体でより顕著になる（Eberhard 1975）．これらは，最適採餌仮説に反する証拠と言える．

また，確かな結論を得るためには，調べなければならない事がたくさん残っている．第一に，最適採餌仮説では，餌が網のどの場所でも同じ確率で衝突するということを前
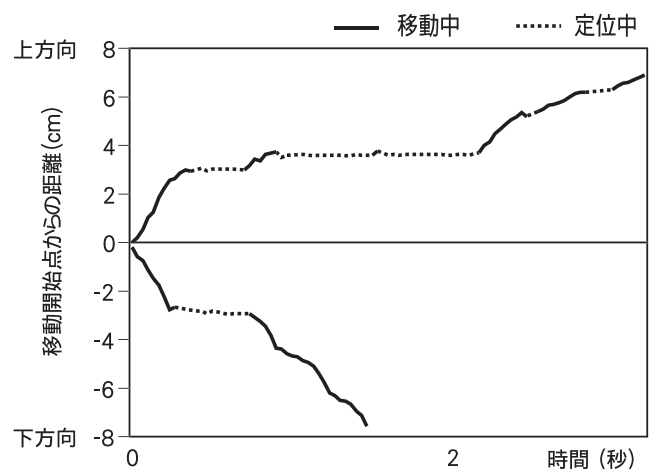
図 6　餌をこしきの垂直上方と下方にかけた場合の，クモが捕獲のために移動を始めてからの経過時間と移動した距離との関係．ゴミグモの例を示している．クモが少し移動しては縦糸を引っ張って餌を定位するために停止することがグラフの水平部分として示されている．グラフ中点線で示した部分（秒速 1 cm を下回る部分）は停止時間とみなして，移動速度の推定から除外した．

上方向 下方向
餌に到達した時間
信頼区間

ギンナガゴミグモ（上向き）
上方向
time= 0.294 x distance - 0.554
R^2 = 0.450
下方向
time= 0.199 x distance - 0.245
R^2 = 0.257

ミナミノシマゴミグモ（上向き）
上方向
time= 0.230 x distance + 0.006
R^2 = 0.572
下方向
time= 0.173 x distance + 0.223
R^2 = 0.602

ギンメッキゴミグモ（上向き）
上方向
time= 0.233 x distance + 0.142
R^2 = 0.603
下方向
time= 0.320 x distance - 0.623
R^2 = 0.685

ミナミノシマゴミグモ（横向き）
上方向
time= 0.118 x distance + 0.550
R^2 = 0.328
下方向
time= 0.118 x distance + 0.721
R^2 = 0.317

ゴミグモ（下向き）
上方向
time= 0.205 x distance - 0.258
R^2 = 0.758
下方向
time= 0.102 x distance - 0.137
R^2 = 0.573

ミナミノシマゴミグモ（下向き）
上方向
time= 0.277 x distance - 0.360
R^2 = 0.531
下方向
time= 0.078 x distance + 0.537
R^2 = 0.303

時間（秒）
距離（cm）

図 7 ゴミグモ属における，餌までの距離と移動に要した時間の関係を上方向と下方向で比べたもの．Nakata & Zschokke（2010）のデータを元に再描画した．下を向いて網にとまるゴミグモとミナミノシマゴミグモ下向き個体では，下方向の回帰直線が上方向の回帰直線よりも下に来ている．これは上方向よりも下方向に速く移動できることを意味している．一方，他のクモでは両方向の回帰直線は大きく重なっており，速度の上下差が小さいことがわかる．
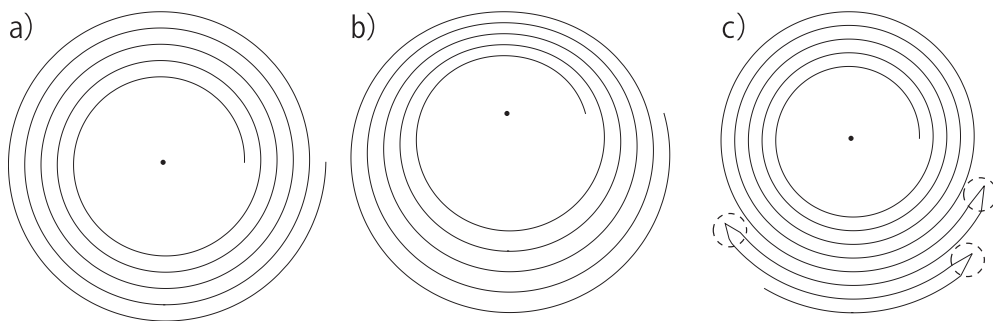
図 8 上下非対称性を実現するための横糸の張り方についての模式図．黒点はこしきの位置を示す．a）らせん状の横糸を，等間隔かつどの方向でも本数が同じになるように張った場合．円網は対称となる．b）横糸間隔を上方向で小さくし，下方向で大きくした場合．c）横糸間隔は常に一定だが，下方向だけ横糸の本数を増やした場合．クモは横糸を外側から内側へ張り進む．a)，b）の場合，クモは常に同じ向き（この図では時計回り）に移動して横糸を張るが，c）では，点線で囲った場所でクモが U ターンし，移動する向きを変えて横糸を張る必要がある．

提としている．樹間に張られた網に飛翔性昆虫が飛び込むようなケースでは，一見特に衝突しやすい場所はなく，この前提は正しそうに思える．しかし，*Nephila clavipes*，*Eriophora fuliginea*，*Argiope argentata*，*Micrathena sagittata* の4種では，網の中で餌衝突頻度に粗密があり，中心部より周辺部が，下半分より上半分が，そして垂直方向より水平方向で餌がよりかかりやすいという報告がある（Nentwig 1985）．このうち前の二つの傾向によって，最適な網の形はより上半分が大きい方に偏ると考えられる．このようなパターンが常に見られるのかどうか，観察を重ねる必要があるだろう．また，ナガコガネグモのように草間に張られる網の場合，バッタのような昆虫が下の方に衝突しやすいと言う事もあるかもしれない．第二に，網の性能，特に餌を保持する能力と餌の振動をクモに伝える効率も各部で異なっている可能性がある．網が餌を保持する能力は横糸間隔が小さいほど高いと考えられるが（Blackledge & Eliason 2007, Blackledge & Zevenbergen 2006），多くの網で横糸間隔は上下で一様ではない．最下部で横糸間隔が広がっているような網では，下半分で餌が逃げやすくなっている可能性があり，そうであれば最適な非対称性は上半分がより大きい方に偏るだろう．また，縦糸の間隔も上下で等しくなく，上半分よりも下半分で間隔が小さいことが多い．餌が発する振動は縦糸を通して伝わってくるので，縦糸の間隔が小さいほど，クモは餌の位置をより正確，かつ速く定位する事が可能になるかもしれない．これによって，最適な網の形はより下半分が大きい方に偏ると考えられる．また振動の伝達効率は縦糸にかかる張力の影響も受けると考えられる．上方向の縦糸にかかる張力は下方向よりも大きいと言う観察がある（Köhler & Vollrath 1995, Wirth & Barth 1992）が，これらはクモを網から除いた状態で計測されている．上で述べたゴミグモの網引っ張り行動（Nakata 2010）を考慮すると，クモが網上にいる状態での縦糸の張力を測る必要があるだろう．第三に，餌の転げ落ちの頻度と距離がどの程度なのかを示す実証データがほとんどない事である．これも観察を重ねる必要があるだろう．

そして，どのような意思決定メカニズムによって非対称性な網をつくる造網行動が実現されているかを明らかにする必要があるだろう．横糸は基本的に足場糸に沿って張られる．すなわち，網の外形が大枠で決まるのは足場糸の建築の際であるから，この時のクモの運動の様子を詳細に観察することで，網の形がどのように決まるかを運動論的アプローチから迫る事ができるだろう．また，足場糸が建築された後は，方向によって幅の異なる空間にクモは横糸を張っていかなくてはならない．そのためには，横糸の間隔を方向によって調整するか（図8-b），幅の広い領域ではUターンを繰り返しながら横糸を張ることで横糸本数を方向によって違える必要がある（図8-c．図2でもUターンが確認できる）．クモの種によって，採用している方法が異なっている可能性があり，筆者の見たところでは，サガオニグモは前者的，ギンメッキゴミグモは後者的のように思える．このような非対称性を実現する方法の違いは網の形に影響しているかもしれない．また，餌の転げ落ち頻度の影響を考えると，採餌効率を最適にする形の網を張るためには，環境中にどのような種類の餌がどのような割合でいるかを知らなければならない．例えば，大きく重い餌が多い環境では，転げ落ち頻度が大きくなり，網の上半分の相対的重要性が増加するだろう．クモはこのような環境条件をどのようにして知るのだろうか？ Heiling & Herberstein（1999）は，網の下半分だけに繰り返し餌を与えたときと，上半分だけに繰り返し餌を与えたときを比べると，前者で下半分の相対サイズがより大きいことを明らかにした．これは過去の経験に応じてクモが上下非対称性を調整していることを示している（また，このような行動をクモが示すと言うことは，網中の餌の衝突場所に偏りが存在している事を示唆しているのかもしれない）．過去の経験から得られる情報の中には餌の種類に関するものもあるだろう．このような情報を操作して網の形を計測するといった実験がこの問題に手がかりを与えてくれるだろう．

最後に，非対称性と頭の向きの進化も重要なテーマになるだろう．ジョロウグモ科の中では，系統関係と円網の形態とを対応づけて進化の道筋を探る試みが始まっているが（Kuntner et al. 2010），これを円網性のクモ一般に拡げていく必要がある．

謝　辞

本稿は，科研費（15770017，17770020，20570025）の助成を受けた研究の成果に基づく．

引用文献

ap Rhisiart, A. & Vollrath, F. 1994. Design features of the orb web of the spider, *Araneus diadematus*. Behav. Ecol., 5: 280–287.
Blackledge, T. A. & Eliason, C. M. 2007. Functionally independent components of prey capture are architecturally constrained in spider orb webs. Biol. Lett., 3: 456–458.
Blackledge, T. A. & Zevenbergen, J. M. 2006. Mesh width influences prey retention in spider orb webs. Ethology, 112: 1194–1201.
Coslovsky, M. & Zschokke, S. 2009. Asymmetry in orb-webs: an adaptation to web building costs? J. Insect Behav., 22: 29–38.
Eberhard, W., Barrantes, G. & Madrigal-Brenes, R. 2008. Vestiges of an orb-weaving ancestor? The “biogenetic law” and ontogenetic changes in the webs and building behavior of the black widow spider *Latrodectus geometricus* (Araneae Theridiidae). Ethol. Ecol. Evol., 20: 211–244.
Eberhard, W. G. 1975. The ‘inverted ladder’ orb web of *Scoloderus* sp. and the intermediate orb of *Eustala* (?) sp. Araneae: Araneidae. J. Nat. Hist., 9: 93–106.
Eberhard, W. G. 1986a. Effects of orb-web geometry on prey interception and retention. pp.70–100. In: W. A. Shear (ed.) Spiders: Webs, Behavior and Evolution. Stanford University Press, Stanford, 492pp.

Eberhard, W. G. 1986b. Ontogenetic changes in the web of *Epeirotypus* sp. (Araneae, Theridiosomatidae). J. Arachnol., 14: 125–128.
Foelix, R. F. 1996. Biology of spiders. Oxford University Press, Oxford, 330pp.
Graf, B. & Nentwig, W. 2001. Ontogenetic change in coloration and web-building behavior in the tropical spider *Eriophora fuliginea* (Araneae, Araneidae). J. Arachnol., 29: 101–110.
Harmer, A. M. T. & Herberstein, M. E. 2009. Taking it to extremes: what drives extreme web elongation in Australian ladder web spiders (Araneidae: *Telaprocera maudae*)? Anim. Behav., 78: 499–504.
Heiling, A. M. & Herberstein, M. E. 1998. The web of *Nuctenea sclopetaria* (Araneae, Araneidae): relationship between body size and web design. J. Arachnol., 26: 91–96.
Heiling, A. M. & Herberstein, M. E. 1999. The role of experience in web-building spiders (Araneidae). Anim. Cogn., 2: 171–177.
Heiling, A. M. & Herberstein, M. E. 2000. Interpretations of orb-web variability: a review of past and current ideas. Ekologia (Bratisl.), 19, Supplement 3: 97–106.
Herberstein, M. E. & Heiling, A. M. 1999. Asymmetry in spider orb webs: a result of physical constraints? Anim. Behav., 58: 1241–1246.
Hesselberg, T. 2010. Ontogenetic changes in web design in two orb-web spiders. Ethology, 116: 535–545.
Japyassú, H. F. & Ades, C. 1998. From complete orb to semi-orb webs: Developmental transitions in the web of *Nephilengys cruentata* (Araneae: Tetragnathidae). Behaviour, 135: 931–956.
Klärner, D. & Barth, F. G. 1982. Vibratory signals and prey capture in orb-weaving spidres (*Zygiella x-notata*, *Nephila clavipes*; Araneidae). J. Comp. Physiol. A, 148: 445–455.
Köhler, T. & Vollrath, F. 1995. Thread biomechanics in the two orb-weaving spiders *Araneus diadematus* (Araneae, Araneidae) and *Uloborus walckenaerius* (Araneae, Uloboridae). J. Exp. Zool., 271: 1–17.
Kuntner, M. & Agnarsson, I. 2009. Phylogeny accurately predicts behaviour in Indian Ocean *Clitaetra* spiders (Araneae: Nephilidae). Invertebr. Syst., 23: 193–204.
Kuntner, M., Coddington, J. A. & Hormiga, G. 2008a. Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. Cladistics, 24: 142–217.
Kuntner, M., Haddad, C. R., Aljančič, G. & Blejec, A. 2008b. Ecology and web allometry of *Clitaetra irenae*, an arboricolous African orb-weaving spider (Araneae, Araneoidea, Nephilidae) J. Arachnol., 36: 583–594.
Kuntner, M., Kralj-Fišer, S. & Gregorič, M. 2010. Ladder webs in orb-web spiders: ontogenetic and evolutionary patterns in Nephilidae. Biol. J. Linn. Soc., 99: 849–866.
Levi, H. 1976. The orb-weaver genera *Verrucosa*, *Acanthepeira*, *Wagneriana*, *Acacesia*, *Wixia*, *Scoloderus* and *Alpaida* North of Mexico (Araneae: Araneidae). Bull. Mus. Comp. Zool, 47: 351–391.
Maciejewski, W. 2010. An analysis of the orientation of an orb-web spider. J. Theor. Biol., 265: 604–608.
Masters, W. M. & Moffat, A. J. M. 1983. A functional explanation of top-bottom asymmetry in vertical orb webs. Anim. Behav., 31: 1043–1046.
中平 清．1961．高知県のクモ．Atypus, 23/24: 27–60.
中田兼介．2005．ゴミグモの捕食行動に見られる上下非対称性．動物行動の映像データベース，データ番号：momo051103co01b (http: //www.momo-p.com/showdetail.php?movieid＝momo051103co01b).
Nakata, K. 2008. Spiders use airborne cues to respond to flying insect predators by building orb-web with fewer silk thread and larger silk decorations. Ethology, 114: 686–692.
Nakata, K. 2010. Attention focusing in a sit-and-wait forager: a spider controls its prey-detection ability in different web sectors by adjusting thread tension. Proc. R. Soc. B, 277: 29–33.
中田兼介．2010．クモの網—糸と形が織りなす機能—生物科学, 61: 147–155.
Nakata, K. 2010. Does ontogenetic change in orb-web asymmetry reflect biogenetic law? Naturwiss., 97: 1029–1032.
Nakata, K. & Zschokke, S. 2010. Upside-down spiders build upside-down orb webs - web asymmetry, spider orientation and running speed in *Cyclosa*. Proc. R. Soc. B, 277: 3019–3025.
Nelson, G. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. Syst. Zool., 27: 324–345.
Nentwig, W. 1985. Top-bottom asymmetry in vertical orbwebs: a functional explanation and attendant complications. Oecologia, 67: 111–112.
Risch, P. 1977. Quantative analysis of orb web patterns in four species of spiders. Behav. Genet., 7: 199–238.
Tanikawa, A. 1992. A revisional study of the Japanese spiders of the genus *Cyclosa* MENGE (Araneae: Araneidae). Acta Arachnol., 41: 11–85.
Vollrath, F. 1986. Gravity as an orientation guide during web-construction in the orb spider *Araneus diadematus* (Araneae, Araneidae) J. Comp. Physiol. A, 159: 275–280.
Wenzel, J. W. 1993. Application of the biogenetic law to behavioral ontogeny: a test using nest architecture in paper wasps. J. Evol. Biol., 6: 229–247.
Wirth, E. & Barth, F. G. 1992. Forces in the spider orb web. J. Comp. Physiol. A, 171: 359–371.
Witt, P., Scarboro, M., Daniels, R., Peakall, D. & Gause, R. 1976. Spider web-building in outer space: evaluation of records from the Skylab spider experiment. J. Arachnol., 115–124.
Witt, P. N. & Baum, R. 1960. Changes in orb webs of spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* McCook). Behaviour, 16: 309–318.
Witt, P. N. & Reed, C. F. 1965. Spider-web building: Measurement of web geometry identifies components in a complex invertebrate behavior pattern. Science, 149: 1190–1197.
吉倉 眞．1987．クモの生物学．学会出版センター（東京）, 613 pp.
Zschokke, S. & Herberstein, M. E. 2005. Laboratory methods for maintaining and studying web-building spiders. J. Arachnol., 33: 205–213.
Zschokke, S., Hénaut, Y., Benjamin, S. P. & García-Ballinas, J. A. 2006. Prey-capture strategies in sympatric web-building spiders. Can. J. Zool., 84: 964–973.
Zschokke, S. & Nakata, K. 2010. Spider orientation and hub position in orb-webs. Naturwiss., 97: 43–52.

Received September 24, 2010 / Accepted October 20, 2010

[Review] Two types of asymmetry in vertical orb-webs. by Kensuke Nakata